

## ЦИТОЛОГИЯ

К. Ю. КОСТРЮКОВА, Г. К. БЕНЕЦКАЯ

ПОДТВЕРЖДАЕТ ЛИ ДАЛЬНЕЙШЕЕ РАЗВИТИЕ ЭМБРИОЛОГИИ  
УЧЕНИЕ С. Г. НАВАШИНА О САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ  
ПОДВИЖНОСТИ МУЖСКИХ ГАМЕТ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ?

## Литературные данные

В текущем 1958 году исполняется 60 лет со времени открытия двойного оплодотворения. В первых же сообщениях об этом крупнейшем открытии С. Г. Навашина делает еще один принципиально важный вывод из своих наблюдений над оплодотворением у двух видов лилейных, вывод о самостоятельной подвижности мужских гамет. «Мне кажется возможным, — писал он, — сделать на основании формы этих ядер заключение, что мужские ядра, пока они еще находятся в протоплазме зародышевого мешка в свободном состоянии, имеют способность к самостоятельному передвижению, которое можно сравнить с движением извивающегося червя» [25]. Это высказанное в весьма лаконичной форме соображение сразу же привлекло внимание исследователей, несмотря на то, что оно было сообщено одновременно с таким выдающимся по своему значению открытием, как открытие двойного оплодотворения.

Утверждение, что спермии покрытосеменных способны к самостоятельному перемещению, шло вразрез с неоспаривавшимся никем мнением Э. Страсбургера о пассивном движении гамет, увлекаемых токами плазмы пыльцевой трубки [49, 50].

Как видно из приведенной цитаты, идея С. Г. Навашина о самостоятельной подвижности мужских гамет возникла под влиянием наблюдений над изменчивой очень удлинённой формой тела спермиев во время их передвижения в зародышевом мешке. Интересно отметить, что до опубликования этой работы С. Г. Навашина ни один из исследователей развития мужских гамет и оплодотворения у лилий, даже у того же вида — лилии мартагон — не привлек внимания эмбриологов к характерной форме спермиев лилий, позволившей автору открытия двойного оплодотворения сравнить эту форму с формой извивающегося червя. Описывая развитие гамет лилий, предыдущие исследователи обсуждают главным образом такие вопросы, как деление генеративной клетки, особенности хроматина гамет, наличие или отсутствие centrosом (Страсбургер [50], Гиньяр [42], Саргант [48]). Даже Мотье [46], опубликовавший свое подробное исследование развития женского гаметофита и оплодо-

творения у двух видов лилий в год открытия двойного оплодотворения и изобразивший на одном из рисунков червеобразный спермий лилии мартагон, копулирующий с яйцеклеткой (рис. 25, табл. III), прошел мимо этой особенности спермиев лилий, хотя его рисунок, как отмечено С. Г. Навашиным [27, 28], правильно отражает детали формы мужской гаметы. Больше того, в описании рисунков Мотье характеризует внешнюю форму прижатого к женскому ядру спермия как полулунную, что не соответствует его собственному изображению.

Как только было опубликовано сообщение С. Г. Навашина, где он впервые говорит о самостоятельной подвижности мужских гамет, его наблюдения сейчас же подтвердили другие исследователи и прежде всего исследователи оплодотворения у лилий. В следующем 1899 году появляются три работы Гиньяра по вопросу двойного оплодотворения [43, 44, 45], в которых французский ученый описывает червеобразную форму гамет, указывающую на характер их движения, в связи с чем он называет их антерозоидами, как и мужские гаметы споровых растений. Гиньяр приводит ряд рисунков, на которых изображены спермии лилии мартагон характерной удлинненной извивающейся формы. Ссылаясь на реферат работы С. Г. Навашина [26], он вынужден отметить, что Навашин уже наблюдал подобное. В том же году появляется статья Саргант [48], которая отмечает замечательную особенность спермиев и прежде всего подвергает ее обсуждению.

Через два года С. Г. Навашин выступает с новыми данными по двойному оплодотворению у некоторых сложноцветных, лютиковых и орхидных [27, 28], вновь говорит об извитой форме спермиев и отмечает, что для него способность к самостоятельному движению гамет представляется «вне сомнения».

В том же 1900 году на замечательные исследования С. Г. Навашина откликается Страсбургер [51]. Он выступает в печати после проверки описанных новых фактов наблюдениями на живом материале. Знаменитый цитолог отдает должное непредубежденности и наблюдательности русского ученого, открывшего столь неожиданный факт, как двойное оплодотворение. Однако в концепции движения гамет он остается на прежней позиции.

С. Г. Навашин вновь возвращается к вопросу о движении спермиев лишь в 1909 г.

В ряде работ следующего периода можно найти подтверждение данных С. Г. Навашина на материале новых исследований и присоединение к его концепции, однако без внесения существенно новых моментов в объяснение движения спермиев (Фризендаль [40], Блекман и Уелсфорд [39], Вульф [52], Финн [35], Фукс [46]). Однако изредка приводятся некоторые наблюдения в поддержку противоположного взгляда. Так, В. А. Поддубная-Арнольди [32], исследуя рентгенизированные пыльцевые трубки гороха, выращенные в искусственной среде, указывает, что X-лучи при известной дозе убивают мужские гаметы, однако движение цито-

плазмы пыльцевой трубки продолжается и гаметы оказываются увлеченными к кончику пыльцевой трубки. Отсюда автор делает вывод о пассивном движении спермиев. Отметим, что наблюдения В. А. Поддубной-Арнольди не находятся ни в каком противоречии с данными С. Г. Навашина: принятие концепции активного движения живых гамет не исключает пассивного перемещения убитых спермиев токами цитоплазмы.

Мысль о самостоятельной подвижности гамет продолжала и дальше занимать С. Г. Навашина. Почти через 20 лет после опубликования работы «О самостоятельной подвижности мужских половых ядер у покрытосеменных растений» он снова возвращается к этому вопросу [30], но уже в новом аспекте: он подвергает обсуждению причины, обуславливающие разлучение спермиев и их движение в противоположных направлениях. Он приходит к выводу о различии спермиев, происходящих в результате деления той же генеративной клетки, и находит подтверждение этому соображению в анализе литературных данных и рисунков других цитологов. «Спермии одной и той же пары не одинаковы», — писал он, — «так же как отличны друг от друга участвующие в процессе женские ядра; и это — несмотря на то, что и та и другая пара ядер суть ядра сестринские, т. е. происходят от деления одного материнского ядра» ([30], стр. 98—99).

Исключительная наблюдательность, стихийно правильное восприятие половых явлений, как проявления жизненного процесса, позволили С. Г. Навашину значительно опередить науку своего времени в решении этого вопроса. Высказанные им соображения лишь недавно получили подтверждение в новых цитологических наблюдениях (К. Ю. Кострюкова [18]).

В совместной работе с М. В. Чернояровым поднят вопрос о характере движения мужских гамет при исследовании на живом материале развития мужского гаметофита *Clivia miniata* Hort. (К. Ю. Кострюкова и М. В. Чернояров [23]). В дальнейшем эти наблюдения были подтверждены многочисленными исследованиями живых гамет других амарилисовых и лилейных растений (К. Ю. Кострюкова [9, 10, 12, 13]).

Со времен Амичи (Amici [38]) известно, что в пыльцевых трубках происходит движение цитоплазмы. Ряд авторов [49, 52, 41] внес свой вклад в исследование этого движения. Так, еще Страсбургер [49] наблюдал течения, идущие в противоположном направлении. Вульф [52] установил наличие значительного количества струй в толще цитоплазмы пыльцевой трубки.

Мы обратили внимание на сложность струйчатого движения цитоплазмы. Иногда в одном оптическом разрезе можно было видеть одновременно несколько потоков. Вращая микрометрический винт, удавалось проследить изменение направления струй цитоплазмы: они могли подниматься от нижней поверхности пыльцевой трубки к верхней или опускаться в глубину, переходить от одной боковой поверхности пыльцевой трубки к другой, сохраняя свое общее направление к кончику пыльцевой

трубки или от него к пыльцевому зерну. Часто приходилось видеть две смежные струи, текущие в противоположном направлении.

Наблюдение движения прозрачной цитоплазмы пыльцевых трубок амариллисовых облегчалось наличием в ней удлинённых микросом, которые можно было обнаружить, применяя масляную иммерсию. Микросомы перемещались настолько быстро, что было затруднительно с помощью рисовального аппарата зарисовать их форму. Если они попадали в места встречи двух струй, идущих в противоположном направлении, движение их задерживалось, они начинали вращаться вокруг своей оси, затем снова возобновляли плавное движение вперед или продолжали его уже в другом направлении. Было очевидно, что движение микросом есть результат их пассивного перемещения сложным струйчатым движением цитоплазмы пыльцевой трубки.

Иной характер имело движение генеративной клетки и спермиев. Пока пыльцевые трубки интенсивно росли, плавное поступательное движение клеток имело не случайный, как у микросом, а направленный характер. Вытянутый вперед тонкий кончик клетки как бы нащупывал направление. Иногда можно было наблюдать, что передний вытянутый конец движется между двумя струями, текущими в противоположных направлениях и омывающими тело клетки с двух сторон.

Мы убедились, что при движении клетка медленно вращается. Следя в течение нескольких часов за одной и той же генеративной клеткой, можно было уловить, как во время вращения изменялась ее форма. Так, ее передний конец представлялся то широким и плоским, то узким и высоким, в зависимости от того, какой поверхностью поворачивалась клетка к объективу микроскопа.

Уже эти наблюдения над поступательным движением клеток в растущих пыльцевых трубках, соединенными с их вращением вокруг своей оси, так напоминающим движение некоторых простейших, делали мало вероятным их пассивное перемещение. Каким образом мог бы в таком случае сохраняться закономерный направленный характер их движения среди многочисленных ориентированных в разных направлениях тонких струек цитоплазмы?

Еще более убедительными оказались дальнейшие наблюдения.

Внимательно изучая рост пыльцевых трубок и развитие клеток мужского гаметофита в них, мы столкнулись с интересным явлением обратного движения генеративной клетки. Дальнейшее исследование этого явления показало, что обратное движение наблюдается только в тех случаях, когда прекращается рост кончика пыльцевой трубки. Генеративная клетка теряла тогда свою стройную форму. Ее вытянутый передний конец изгибался или даже относился назад, попав, очевидно, в течение цитоплазмы, идущее в другом направлении. Движение генеративной клетки вместе с тем теряло свой закономерный направленный характер, она двигалась то вперед, то назад, пассивно подчиняясь потоку цитоплазмы, в который она попадала.

Эти наблюдения свидетельствовали, что существует закономерная

связь между направленным движением генеративной клетки и ростом кончика пыльцевой трубки и что эта связь нарушается при прекращении роста кончика трубки.

Взаимная зависимость между описанными явлениями не может быть понята иначе как биологическое взаимодействие, как обмен веществ в процессе питания и выделения. Что это действительно так, подтверждалось теми случаями, когда пыльцевая трубка через некоторое время возобновляла свой рост, тогда и движение генеративной клетки вновь принимало свой закономерный направленный характер.

Наши данные, таким образом, показывали, что движение генеративной клетки и спермиев в пыльцевой трубке является активным, т. е. вытекающим из самого жизненного явления в такой же мере, в какой является активным движение простейших по направлению к источнику питательных веществ.

Распространение исследований на живые пылинки ряда лилецветных (К. Ю. Кострюкова [14, 15, 16, 17]) еще более укрепило эту концепцию.

Удалось показать, что движение генеративной клетки в пылинке, ее проникновение в цитоплазму вегетативной клетки, является движением по направлению к питательным веществам, т. е. с необходимостью вытекает из жизненного явления (К. Ю. Кострюкова [14]).

Эта концепция вполне согласовалась с учением С. Г. Навашина о самостоятельной подвижности мужских гамет в зародышевом мешке покрытосеменных.

Описанные исследования, естественно, привели к изучению превращений спермиев и в завершающий момент их развития в зародышевом мешке покрытосеменных. Естественно было поставить эти исследования на классических в этой области объектах, использованных С. Г. Навашиным — сложноцветных и лилейных.

Изучение оплодотворения у двух видов сложноцветных — у подсолнечника (Г. К. Бенецкая [1, 2]) и гелиопсиса — *Heliopsis helianthoides* Sweet (К. Ю. Кострюкова [22]) подтвердило на большом материале положения С. Г. Навашина о характерной форме мужских гамет сложноцветных, позволившей ученому сравнивать их со сперматозоидами. Удалось также показать, что форма гамет изменяется в процессе приближения к женским ядрам, что особенно хорошо видно у подсолнечника.

Однако сложноцветные не оказались благодарным объектом для изучения интересовавшего нас вопроса, так как процесс оплодотворения у них совершается быстро и спермии остаются в свободном состоянии очень короткий срок\*.

Лилии в этом отношении более благоприятны для исследования. Процесс роста пыльцевых трубок и развития мужского гаметофита в них

\* Согласно наблюдениям авторов статьи, у подсолнечника в условиях Ервана наблюдается деление ядра зачатка эндосперма через 2 ч. 30 мин.—4 часа после опыления. У гелиопсиса этот период составляет около 6 часов при наблюдениях в Киеве.

происходит медленно. Так, по данным одного из авторов, деление генеративной клетки в рыльцевой трубке лилии мартагон заканчивалось не ранее чем через 19—20 часов после высева пыльцы на искусственную среду. Во многих рыльцевых трубках этот процесс завершался еще позднее. Спермии в продолжающих расти рыльцевых трубках еще длительное время сохраняли свою подвижность и развивались, достигая значительной длины. Мотье сообщает [46], что оплодотворение можно было наблюдать через 65—72 часа после нанесения пыльцы на рыльце. С. Г. Навашин также отмечает, что процесс оплодотворения у лилий длится долго. Что касается изученных нами сложноцветных, то оплодотворение у них происходило через 25 мин.—1 ч. 15 м. после опыления.

Второе значительное преимущество лилий перед сложноцветными заключается в том, что мужские гаметы у них крупны, и поэтому подробности их превращений лучше уловимы. Замечательные рисунки С. Г. Навашина, показывающие тончайшие детали червеобразных спермиев лилейных, вызвали особое желание исследовать зародышевые мешки этих растений в процессе оплодотворения.

Все эти обстоятельства привели нас к исследованию оплодотворения у лилий.

### Собственные исследования

Объектами исследования послужили *Lilium martagon* L. и *L. Wilmotiae* Wils, культивируемые в Ботаническом саду им. акад. А. В. Фомина. Мы фиксировали завязи этих растений, начиная от 24 часов после опыления, каждые 6 часов вплоть до 120 часов. Наилучшие результаты из примененных фиксирующих жидкостей показала жидкость, предложенная С. Г. Навашиным. Серии срезов завязей, названных выше растений, толщиной в 20  $\mu$ , окрашивались железным гематоксилином. Прекрасные результаты дала также окраска по Фельгену.

В отличие от данных Мотье мы наблюдали спермии в зародышевом мешке исследованных видов лилий уже через 54 часа после нанесения пыльцы на рыльце. На препаратах их завязей, фиксированных в период от 54 до 72 часов после опыления, мы получили многочисленные картины превращений спермиев. Как нам было известно из предыдущих работ по исследованию в искусственных культурах рыльцевых трубок лилий на живом, а также на фиксированном материале, спермии лилий очень вытянуты. Наблюдения мужских клеток в более поздние сроки их развития показали, что они продолжают расти, их ядра также значительно удлиняются (К. Ю. Кострюкова [9, 11, 18, 20]). Однако в искусственных культурах спермии все же были короче, чем при росте в канале столбика.

Нам не удалось обнаружить цитоплазмы спермиев лилий после их попадания в зародышевый мешок. Известно, что зародышевые мешки покрытосеменных во время оплодотворения фиксируются плохо. Так, цитоплазма клеток яйцевого аппарата в этот период фиксируется значи-

тельно хуже, чем в более ранний период их развития; в этом легко убедиться, изучая прекрасные рисунки самого С. Г. Навашина ([29], рис. 1, 2, 3 и 4). Известное значение здесь имеет и систематическое положение изучаемых растений. Так, нам удалось сохранить у сложноцветных на своих препаратах цитоплазму мужских гамет в виде светлого ореола, окружающего ядра спермиев во время их движения к женским ядрам. Цитоплазма мужских клеток в виде светлого ореола была описана С. Г. Навашиным и В. В. Финном [31] у грецкого ореха, М. В. Чернояровым [37] у *Myosurus minimus*. Авторы названных работ рассматривают этот ореол как прозрачную гиалиновую цитоплазму спермиев.

Что касается лилий, то ядра мужских гамет фиксируются в этот период хорошо, сохраняя тонкую внутреннюю структуру, но цитоплазма спермиев с ее своеобразным вакуомом, так отчетливо видная в пыльцевой трубке, не сохраняется вовсе в зародышевом мешке, даже в виде светлого ореола вокруг ядер.

Применение более тонких фиксирующих жидкостей, в том числе фиксажа Левитского, прекрасно сохраняющего нежные цитоплазменные структуры, не дало положительного эффекта. Однако именно этот фиксаж ранее позволил увидеть в пыльцевых трубках на фиксированных препаратах цитоплазму спермиев лилии мартагон [20]. Надо полагать, что тетраоксид осмия очень медленно проникает в это время в зародышевый мешок, благодаря чему клетки успевают отмереть и разрушиться до наступления фиксирования, поэтому материал становится непригодным для исследования. Жидкость Навашина, которую мы применили, представляет прекрасный ядерный фиксаж, но значительно хуже сохраняет цитоплазменные образования.

Нам удалось наблюдать спермии в момент их попадания в зародышевый мешок. По-видимому, опорожнение лопнувшей пыльцевой трубки совершается с большой силой: мужские гаметы попадают в зародышевый мешок скрученными, изогнутыми в разных плоскостях. Рис. 1, 2 и 3 табл. 1 показывают спермии в этот период их развития. На рис. 1 спермии находятся в непосредственной близости от помутневшей синергиды, конец 2-го спермия еще, по-видимому, погружен в излившуюся цитоплазму пыльцевой трубки. Рис. 2 изображает смежный момент развития: оба спермия сильно извиты. На рисунке не удалось хорошо передать форму спермия, более удаленного от микропилярного конца. На препарате видно, что один конец этого спермия согнут, второй направлен вниз перпендикулярно к срезу прямо от наблюдателя. При вращении микрометрическим винтом оптический разрез его на разных уровнях проектируется в виде круга, что показано на рисунке.

Подобную форму спермиев наблюдал и С. Г. Навашин в этот первый момент их попадания в зародышевый мешок лилии мартагон ([29], рис. 5). На рис. 3 показан спермий, своей формой напоминающий клубок мужских гамет *Fritillaria tenella*, изображенный С. Г. Навашиным ([29], рис. 3). Описывая этот рисунок, С. Г. Навашин указывает, что спермии закручены один вокруг другого. Спермий на нашем препарате

один. Длина его велика, он несколько раз изогнут, вернее, скручен вокруг своей длинной оси. Сложно изогнутые спермии в этот период развития показаны также Блекман и Уелсфорд ([39], рис. 5 и 6).

На наших препаратах и на рисунках указанных авторов выступает характерная структура ядер спермиев, в виде нежной хроматиновой сеточки, занимающей поверхностное положение в ядре. В местах пересечения петель иногда можно наблюдать утолщения в виде узелков сети.

Далее форма тела спермиев изменяется, они начинают распрямляться, и в этот ранний период они еще не достигли ядер, с которыми предстоит их слияние, хотя могут находиться вблизи последних. Очень характерно для спермиев этой стадии развития — момент разлучения — форма тела в виде петли, причем оба конца спермиев направлены в одну сторону. Создается впечатление, что спермии из случайного положения, в которое они попали при излиянии пыльцевой трубки в зародышевый мешок, переходят к поступательному движению к женским ядрам, в связи с чем они изменяют направление своего движения на прямо противоположное. Спермии такой характерной формы изображены на рисунках 4, 5, 6 (табл. I) и 7 (табл. II). В некоторых случаях форму петли имеют оба спермия (рис. 5), в других — такую форму имеет только спермий, направляющийся к верхнему полярному ядру. Последнее имеет место тогда, когда верхнее полярное ядро в своем движении к нижнему уже отошло от группы микропилярных клеток, и расстояние, которое должен пройти второй спермий, значительно больше пути первого. Первый спермий уже находится в контакте с ядром яйцеклетки, в то время как второй лишь начинает свое движение. На рис. 6 (табл. I) и 7 (табл. II) изображены спермии, застигнутые именно в такой период своего развития.

Эта стадия превращения мужских гамет встречается довольно часто на препаратах, что говорит о ее закономерном характере.

Затем спермии полностью выпрямляются. Они наблюдаются на препаратах, вытянутыми во всю свою длину. Подобная форма указывает на направленный характер движения спермиев. Оба спермия редко бывают одновременно вытянутыми. Нам удалось, однако, наблюдать такой случай, как это видно на рис. 8 (табл. II). Оба спермия лежат в микропилярной части, где находятся и оба женские ядра. Спермии вытянуты поперек зародышевого мешка. Движение их происходит в противоположном по отношению друг к другу направлении. Передний конец правого спермия касается ядра яйцеклетки, расположенной справа, передний конец левого спермия лежит на верхнем полярном ядре, находящемся слева. Этот конец расширен, как будто спермий сокращается и утолщается, надвигаясь на женское ядро.

Чаще встречаются картины, показанные на рис. 7, 9, 10 (табл. II) и 11 (табл. III). Верхнее полярное ядро уже отошло от микропилярного конца и второму спермию приходится совершить более длинный путь. На рис. 7 вытянутую форму имеет только спермий, движущийся к яйце-

клетке, второй спермий еще не успел выпрямиться. На рис. 9, 10 и 11 первый спермий уже находится на ядре яйцеклетки, а второй спермий застигнут на разных участках своего пути к уже сближенным полярным ядрам. На рис. 9 он находится в начале этого пути, еще у микропилярного конца над большой вакуолью, отделяющей микропилярный конец от халазального. На рис. 10 он лежит в боковом тяже цитоплазмы, ограничивающем вакуоль справа, а на рис. 11 контактирует с обоими полярными ядрами, уже сближенными, но еще не соприкасающимися.

Совершенно своеобразную картину представляют спермии на следующем этапе своего развития в момент достижения женских ядер. Тело их из вытянутого вновь становится сложно изогнутым (рис. 12 и 13, табл. III), даже спирально закрученным (рис. 14, табл. III). Начало такого спирального закручивания видно на рис. 11 у спермия, достигшего ядра яйцеклетки и на рис. 12 у обоих спермиев. Более поздним стадиям развития соответствуют рис. 13 и 14.

Как можно объяснить такую сложную форму ядер спермиев? Мы полагаем, что она говорит о вращательном движении спермиев. По-видимому, в зародышевом мешке мужские гаметы движутся вперед, вращаясь вокруг своей оси, что ранее было установлено для генеративной клетки и спермиев при их движении в пыльцевой трубке (К. Ю. Кострюкова и М. В. Чернояров [23]). Когда передний конец спермия касается женского ядра, движение вперед прекращается и, благодаря вращению, тело спермиев приобретает спирально закрученную форму.

Заключительный момент развития мужских гамет, как индивидуализированных образований, показан на рис. 15, 16, 17 и 18 (табл. IV). Тело спермия сокращается, спиральные завитки расправляются, спермий прилегает к женскому ядру по всей своей длине и принимает более простую форму, слегка изогнутую по поверхности женского ядра. Очень типична для этого периода развития подковообразная форма спермиев, подобная изображенной на рис. 15 у спермия, лежащего на яйцеклетке. На рис. С. Г. Навашина ([29] рис. 4), Блекман и Уелсфорд ([39], рис. 1, 2в и 4) и Гиньяра ([43], рис. 9 и 11) мы также находим сходную форму спермиев при их контакте с женскими ядрами.

Авторы цитированных нами работ наблюдали только первую и конечную стадии развития спермиев, т. е. момент попадания спермиев в зародышевый мешок и контакт половых ядер. Промежуточные стадии развития спермиев — их поворот, последовательное выпрямление при переходе к движению к женским ядрам и их спиральное закручивание при первом соприкосновении с последними — ускользнули от глаз наблюдателей. Однако именно эти стадии развития особенно ярко говорят об активном движении спермиев как результате взаимодействия каждого из них с соответствующим женским ядром. Наблюдать эти стадии оказалось возможным при наличии большого материала, позволившего установить закономерность каждой отмеченной стадии в ряде превращений мужских гамет в зародышевом мешке.

## Обсуждение

Наши исследования превращений спермиев в зародышевом мешке лилий позволили, таким образом, подтвердить вывод С. Г. Навашина об активном движении мужских гамет в процессе оплодотворения. Мы убедились, что между движением спермиев в пыльцевой трубке и в зародышевом мешке нет принципиальных отличий.

Закономерный направленный характер их движения не может быть понят иначе как проявление жизненного процесса, результат взаимодействия между спермиями и растущим кончиком пыльцевой трубки в одном случае, спермиями и женскими ядрами — в другом.

Расхождение спермиев к яйцеклетке и к полярному ядру после попадания в зародышевый мешок также не случайно, оно обусловлено различием мужских гамет как и различием женских ядер, к которым спермии направляются.

Что касается различия женских компонентов слияния, то оно морфологически настолько очевидно, что никогда не возбуждало сомнения. Спермии, происходящие из одной и той же пыльцевой трубки, также не тождественны. Об этом свидетельствует их поведение в зародышевом мешке, на что настойчиво обращает внимание С. Г. Навашин. Различие спермиев имеет и морфологическое выражение. Показано на основании исследования мужских ядер в телофазе деления, а также вскоре по завершении деления генеративной клетки, что одно мужское ядро отстает в развитии по сравнению с другим: в то время как у одного уже сформировался телофатический клубок, у второго на экваториальном полюсе ядра хроматиновые нити еще вытянуты вдоль длинной оси ядра и видны свободные концы хромосом. Позднее у одной мужской клетки уже формируется нежная хроматиновая сеточка, у второй еще виден телофатический клубок (К. Ю. Кострюкова [18])<sup>\*</sup>.

Когда спермии попадают в зародышевый мешок, хроматиновая сеточка хорошо выражена в обоих ядрах, и в этом отношении подметить различие между спермиями не удастся. В ряде зародышевых мешков заметно, что размеры спермиев неодинаковы. У лилий, как правило, более крупным является спермий, сливающийся с полярными ядрами, что хорошо видно на рис. 5, 6, 9, 10, 11, 15, 17 и 18. Однако надо учитывать,

<sup>\*</sup> В только что опубликованной статье (Проблемы ботаники, т. III, 1958) Е. Н. Герасимова-Навашина полемизирует с одним из авторов настоящей работы по поводу утверждения о различии спермиев в каждой пыльцевой трубке. Особое негодование вызывает у нее объяснение различия спермиев, как различия между старым, отживающим, и новым, возникающим в развитии. Е. Н. Герасимова-Навашина „забывает“, что впервые положение о различии половых ядер в каждой паре было сформулировано С. Г. Навашиным [30]. Странная „забывчивость“ идет у Е. Н. Герасимовой-Навашиной еще дальше: она не помнит, что когда-то писала: „Нет никакого сомнения в том, что между любыми ядрами, возникшими в результате деления, должно существовать различие“. И дальше: „Вполне возможно, что различие между производными ядрами (и клетками) вытекает из того, что одно является материнским (старым), а другое—дочерним (молодым)\* ([6] стр. 189).

что размеры спермиев зависят и от длительности пребывания каждого из них в цитоплазме клеток, с которыми они взаимодействуют. Этот период может быть очень различным, как видно из наших наблюдений, более продолжительным для спермия, участвующего в тройном слиянии. Мы полагаем поэтому, что различие в длине спермиев не является вполне надежным признаком.

Вероятно, в связи с этим обстоятельством в литературе существуют противоречивые указания: так, по Гиньяру [44], у *Endymion nutans* с полярными ядрами сливается более короткий и более тонкий спермий, Блекман и Уелсфорд [39] в исследованиях лилий полагают обратное, считая, что меньший спермий оплодотворяет яйцеклетку.

Нам удалось подметить, применяя реакцию Фельгена, что спермии иногда окрашиваются по-разному: один из них принимает более красноватый оттенок, другой более синий. Такое различие заметно, например, между спермиями, изображенными на рис. 1 и 2 (табл. I), 8 (табл. II), 15 и 16 (табл. IV). На рис. 16 спермии уже находятся в контакте с женскими ядрами, расположенными в непосредственной близости одно от другого. В таких условиях нетрудно сравнить оттенок их окраски и можно убедиться, что спермий с красноватым оттенком хроматиновой сеточки лежит на ядре яйцеклетки, спермий с синеватым оттенком сливается с полярным ядром. Различие в окраске особенно хорошо заметно у спермиев, изображенных на рис. 8. Оно настолько ярко, что убедительно воспринимается, несмотря на то, что рисунок представляет реконструкцию с двух последовательных срезов и спермии находятся на разных срезах. И здесь более красный оттенок имеет спермий, соприкасающийся с ядром яйцеклетки, более синий,—надвигающийся на полярное ядро. Не всегда, однако, различие в окраске хорошо улавливается. Важно отметить, что когда такое различие наблюдается, красноватый оттенок имеет всегда спермий, сливающийся с яйцеклеткой. Отсюда следует, что различие в оттенке окраски спермиев — явление закономерное. На отдельные случаи различия в окраске ядер спермиев в зародышевом мешке при применении других красителей обращали внимание С. Г. Навашин [30], В. В. Финн и Х. Ю. Руденко [36], Х. Ю. Руденко [33].

Таким образом, оказывается, что как женские, так и мужские компоненты слияния не тождественны в каждой паре, хотя каждая пара появляется в результате деления одного ядра. Различия эти не случайны и являются проявлением глубокой биологической закономерности — проявлением постоянно совершающегося развития (К. Ю. Кострюкова [21]).

Нет сомнения, что эти различия и определяют, с каким именно женским ядром будет взаимодействовать каждый из пары спермиев, что подтверждается в наших наблюдениях копуляцией каждого из женских ядер со спермием определенной окраски.

Весь материал наших исследований, таким образом, подтверждает не только положение С. Г. Навашина о самостоятельной подвижности мужских гамет, но и его мысль о различиях в каждой паре мужских и



женских половых ядер, как причине разлучения и движения спермиев, каждого к соответствующему женскому ядру.

Наши выводы находятся в резком противоречии с высказанной Е. Н. Герасимовой-Навашиной митотической гипотезой оплодотворения [4], на которой автор гипотезы настаивает до последнего времени [5, 6, 7, 8].

Е. Н. Герасимова-Навашина полагает, что «сами спермии в зародышевом мешке не обладают самостоятельной активной подвижностью» ([6], стр. 177) и толкует расхождение спермиев как результат возобновления отталкивания ядер под влиянием «сил митоза», действовавших в пыльцевой трубке и в том участке зародышевого мешка, куда спермии попадают.

Отметим прежде всего, что гипотеза Е. Н. Герасимовой-Навашиной не имеет никакого биологического содержания. В ней не отражено даже наиболее общее и характерное явление жизни — биологическое взаимодействие, проявляющееся при оплодотворении в обмене веществ между сливающимися мужскими и женскими элементами. Мужские ядра в ее гипотезе, отталкиваясь, попадают к женским ядрам, как механически перемещаемые инертные тела — например, крокетные шары. О такой концепции живого свидетельствует вся терминология автора митотической гипотезы. Так, по описанию Е. Н. Герасимовой-Навашиной «форменные элементы цитоплазмы отжимаются\* к периферии» ([5], стр. 305), хромосомы отталкиваются, «пока они не упрутся\* в стенки пыльцевого зерна» (стр. 310) и т. д. Автор гипотезы, воюя против признания нового появляющегося в процессе полового созревания, упрекает С. Г. Навашина в том, что он подчиняет поведение половых элементов особым, лишь им присущим закономерностям ([5], стр. 296, [6], стр. 188, [7], стр. 31). Таким образом, митотическая гипотеза полностью отбрасывает в объяснении оплодотворения основные закономерности живой материи, вскрытые мичуринским учением: взаимодействие и развитие. А между тем Е. Н. Герасимова-Навашина в тех же работах заявляет себя сторонницей мичуринского учения, осуждает формально-генетические толкования полового процесса, говорит, что в основу своей работы она кладет определяющую роль обмена веществ, отмечает тесное взаимодействие тканей пестика с растущими пыльцевыми трубками.

Удивительно, что в понимании процесса оплодотворения автор митотической гипотезы стоит далеко позади С. Г. Навашина. Хотя знаменитый цитолог находился под влиянием общепринятых тогда теорий наследственности, но, будучи тонким наблюдателем, стихийно правильно воспринимал качественное своеобразие половых явлений и видел в наблюдаемых цитологических картинах проявление жизненного процесса.

Какова же теоретическая основа митотической гипотезы оплодотворения? Е. Н. Герасимова-Навашина в области исследования фактической стороны оплодотворения сообщает ценные данные. Из них прежде всего нужно назвать исследование оплодотворения у *Crepis capillaris* [3].

\* Подчеркнуто нами.

Но как только дело доходит до объяснения явлений, она привлекает некие «силы» — «силы отталкивания» ([5], стр. 300), «полярные силы» ([6], стр. 177). По поводу такого рода «объяснения» в предисловии ко второму изданию «Анти-Дюринга» Энгельс писал, что оно характерно для эмпириков, которые думают, что «объяснили все необъясненные еще явления, подставив под них какую-нибудь силу — силу тяжести, плавательную силу, электрическую контактную силу и т. д. или же, где это никак не подходило, какое-нибудь неизвестное вещество: световое, тепловое, электрическое и т. д. (Изд. 1948 г., стр. 11). Неудивительно, что Е. Н. Герасимова-Навашина [7] видит сходство между данным ею объяснением и гипотезой Лилли [24] о веществе оплодотворения — фертилизине. Привлечение «сил» или «веществ» дает лишь видимость объяснения и является прикрытием словами своей беспомощности, неспособности проникнуть в сущность явления.

Почему же в исследованиях по оплодотворению даже тонких наблюдателей появляются такие, казалось, давно отжившие свой век гипотезы, как митотическая гипотеза, гипотеза фертилизина? Этот вопрос давно решен Энгельсом. В несобъятном материале, накопленном за последнее время биологической наукой, становится необходимым установление внутренней связи явлений, что невозможно эмпирическими методами и требует теоретического мышления. Однако без необходимого философского образования естествоиспытатели становятся неизбежно беспомощными жертвами старой метафизики.

Кафедра биологии Киевского медицинского  
института. Ботанический сад им. А. В. Фомина

Поступило 5 VI 1958 г.

Կ. ՅՈՒ. ԿՈՍՏՐՅՈՒԿՈՎԱ, Գ. Կ. ԲԵՆԵՅԿԱՅԱ

ԷՄՔԻՐՈՂՈԳԻԱՅԻ ՇԵՏԱԳՍ. ԶԱՐԳԱՅՈՒՄԸ ՀԱՍՏԱՏՈՒՄ Ի  
ԱՐԳՅՈՔ Ս. Գ. ՆԱՎԱՇԻՆԻ ՌԻՄՄՈՒՆՔԸ ԾԱԾԿԱՍԵՐՄԵՐԻ ԱՐԱԿԱՆ  
ԳԱՄԵՏՆԵՐԻ ԻՆՔՆՈՒՐՈՒՅՆ ՇԱՐԺՄԱՆ ՎԵՐԱԲԵՐՅԱԼ

### Ա մ փ ո փ ու մ

Ուսումնասիրվել է *Lilium martagon* L. և *Lilium Willmotliae* Wils մոտ սպերմիաների ձևափոխումը սաղմնային պարկի մեջ: Սաղմնային պարկի մեջ ընկնելու մոմենտին սպերմիաները շատ ոլորված են, նույնիսկ պտտված, որը բացատրվում է նրանով, որ փոշեհատիկային խողովակի պարունակությունը զուրկված է հատարվում է մեծ ուժով (նկ. 1, 2, 3, աղ. 1): Հետո արական գամետներն ուղղվում են: Սպերմիաների միմյանցից հեռանալու զարգացման ալլ ստադիայի համար բնորոշ է օղակի ձևը, որն ըստ երևույթին պայմանավորվում է սպերմիաների շրջամար, որոնք զուրս են գալիս այն պտտահական վիճակից, որի մեջ ընկել են փոշեհատիկային խողովակի պարունակության լցման ժամանակ սաղմնային պարկում (նկ. նկ. 4, 5, 6, աղ. 1 և նկ. 7, աղ. 2): Հետագայում սպերմիաները լրիվ ուղղվում են և ձգվում իրենց ամբողջ երկարությամբ (նկ. նկ. 7, 8, 9, 10, աղ. 2 և նկ. 11, աղ. 3):

Նրր որ սպերմիայի առաջնային ժայրը կաշում է իգական կորիզին, նա սխտւմ է պարուրածն ուրովել (նկ. նկ. 11, 12, 13, 14, սղ. 3): Արական սեռական կորիզների և իգականի լրիւ կոնտակտի ժամանակ սպերմիայի մարմնի երկարութունը կրճատւում է, սրանց օգտւածն գալարներն ուղղվում են, արական գամետն ընդունում է ավելի հասարակ ձև, ուրովելով իգական կորիզի մակերեսի վրա (նկ. նկ. 15, 16, 17, 18, սղ. 4): Մեր ներկա հետազոտութլւնները լիւրալի սաղմնային պարկում սպերմիաների հաջորդական ձևափոխումների օրինաչափութլւնների ուղղութլւմբ, ինչպես նաև նախօրյ հետազոտութլւնները (Կ. Յու. Կոստրյուկովա և Մ. Վ. Չերնոյարով [23], Կ. Յու. Կոստրյուկովա [9, 10], [12], [14, 15], [15, 16], [17], [18, 19] վկայում են այն մասին, որ սպերմիաների շարժումը սաղմնային պարկում, ինչպես նաև սրանց շարժումը փոշեհատիկային խողովակում, մի ակտիւ պրոցես է, որը պայմանափոխւած է սրանց կենսունակութլւմբ: Սպերմիաների շարժումը նպատակաղի է, գրանցից յուրաքանչյուրը շարժվում է համապատասխան իգական կորիզի ուղղութլւմբ, որը պայմանավորված է իգական կորիզների և սպերմիաների տարբերութլւմբ, գեպի որոնք սրանք ուղղվում են: Սպերմիաների տարբերութլւնները մեր հետազոտութլւնների ժամանակ արտահայտվում են Ֆլորգենի սեակցիայի տարբեր գույնի երանգներով:

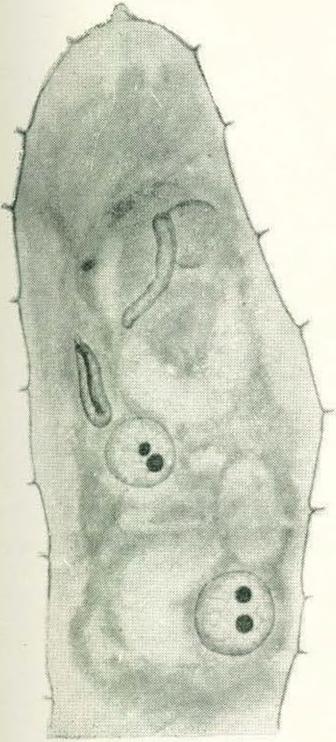
Մեր տվյալները հաստատում են Ս. Գ. Նավաշինի ուսմունքը ծածկասերմերի սաղմնային պարկում, արական գամետների ինքնուրույն շարժման վերաբերյալ, ինչպես նաև կրկին անգամ ցույց են տալիս, որ միևնույն փոշեհատիկային խողովակում առաջացող սպերմիաները տարբեր են, որով պայմանավորվում է սրանց նպատակաղի շարժումը:

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

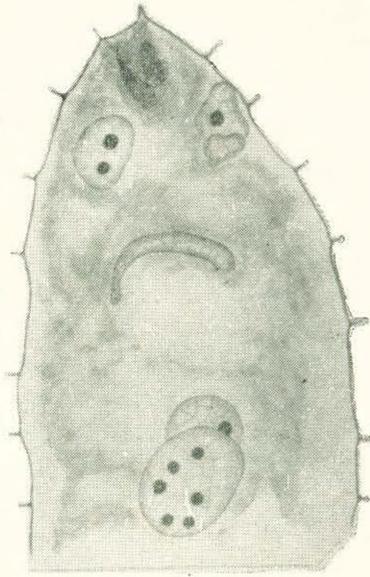
1. Бенецкая Г. К., Оплодотворение и эмбриогенез у подсолнечника при различных способах опыления. Известия АН Армянской ССР (биол. и сельхоз. науки), т. V, 7, 1952.
2. Бенецкая Г. К., Оплодотворение и первые фазы эмбриогенеза у подсолнечника. Известия АН Армянской ССР, (биол. и сельхоз. науки), т. VII, 12, 1954.
3. Герасимова Е. Н., Fertilization in *Crepis capillaris* (L.) Wall. La Cellule, 42, 1933.
4. Герасимова - Навашина Е. Н., Митотическая гипотеза двойного оплодотворения. ДАН СССР, 57, 4, 1947.
5. Герасимова - Навашина Е. Н., Пыльцевое зерно, гаметы, половой процесс у покрытосеменных. Труды Бот. и-та АН СССР, серия VII, вып. 2, 1951.
6. Герасимова - Навашина Е. Н., К цитолого-эмбриологическому пониманию процесса опыления. Труды Ботанического и-та АН СССР, серия 7, вып. 3, 1952.
7. Герасимова - Навашина Е. Н., Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение. Автореферат докторской диссертации. Изд. АН СССР, Ленинград, 1955.
8. Герасимова - Навашина Е. Н., Некоторые цитологические закономерности процесса оплодотворения у растений. Сб. „Проблемы современной эмбриологии.“ Изд. АН СССР, Ленинград, 1956.
9. Кострюкова К. Ю., Наблюдения in vivo над образованием мужских половых клеток у *Lilium Martagon* L. Доклады Академии наук СССР, т. XXII, 7, 1939.
10. Кострюкова К. Ю., Существуют ли бесплазменные спермии у высших растений? Яровизация, 5—6, 1939.

11. Кострюкова К. Ю., До питання про розвиток чоловічого гаметофіта деяких видів лілеї (*Lilium concolor salisb.*, *Lilium tenuifolium Fisch.*). Спостереження *in vivo*. Київський Держ. Університет. Праці наук.-дослід. ін-ту Біології, т. 3, 1940.
12. Кострюкова К. Ю., Мужской гаметофит *Amaryllidaceae*. Советская ботаника, т. 13, 1, 1945.
13. Кострюкова К. Ю., Дослідження розвитку чоловічого гаметофіта деяких *Asparagoideae* та *Allioideae*. в жовтому стані Наукові записки Київського ботанічного саду, 1 (18), 1947.
14. Кострюкова К. Ю., Развитие генеративной клетки в пыльцевом зерне ландыша. Советская ботаника, 6, 1947.
15. Кострюкова К. Ю., К биологическому пониманию развития пыльцевого зерна. Агробиология, 2, 1948.
16. Кострюкова К. Ю., Про пилокві зерна амарилісових, Київський державний університет. ім. Т. Г. Шевченко. Наукові записки т. 7, вип. 16. Труды ботанічного саду ім. акад. О. В. Фомина, 19, 1948.
17. Кострюкова К. Ю., Вчення про клітину в світлі мичуринської біології. Ботанічний журнал АН УССР, т. 7, 2, 1950.
18. Кострюкова К. Ю., До питання про різноякісність спермій в клітині, що походять з однієї пилокві трубки. Ботанічний журнал, т. 8, 3, 1951.
19. Кострюкова К. Ю., К биологическому пониманию чередования поколений у покрытосеменных растений. Журнал общей биологии, т. XII, 5, 1951.
20. Кострюкова К. Ю., Сравнительно-цитологическое исследование пыльцевых трубок лилии мартагон на живом и фиксированном материале. Бюллетень Главного ботанического сада, вып. 14, 1952.
21. Кострюкова К. Ю., Мичуринское учение в цитологии. Сб. „Мичуринское учение на службе народу“. 100 лет со дня рождения И. В. Мичурині, т. 1, Сельхозгиз, Москва, 1955.
22. Кострюкова К. Ю., Оплодотворение как процесс развития. Тезисы докладов на втором съезде Всесоюзного ботанического общества 9—17 мая 1957 года. Выпуск I. Секция морфологии и эволюции. Изд-во АН СССР, Ленинград, 1957.
23. Кострюкова К. Ю. и Чернойров М. В., Спостереження над проростанням пилку *Clivia miniata Hort. in vivo*. Сборник памяти акад. А. В. Фомина. Изд. АН УССР, Киев, 1938.
24. Дилли Ф. Р., Проблемы оплодотворения. Перевод с английского. Гос. изд-во Москва, 1926.
25. Навашин С. Г., Результаты пересмотра процессов оплодотворения у *Lilium Martagon* и *Fritillaria tenella*. Цит. по Избр. труды, т. 1, 1951. Изд-во АН СССР, М—Л, 1898.
26. Навашин С. Г., Neue Beobachtungen über Befruchtung bei *Fritillaria tenella* und *Lilium Martagon*. Bot. Centralblatt, 77, 62, 1899.
27. Навашин С. Г., Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных. Известия имп. Академии наук, т. 13, 3, 1900.
28. Навашин С. Г., О процессах оплодотворения у некоторых двудольных. Избр. труды, т. 1, 1951.
29. Навашин С. Г., О самостоятельной подвижности мужских половых ядер у некоторых покрытосеменных растений. Оттиск из 20 тома Записок Киевского общества естествоиспытателей, 1909.
30. Навашин С. Г., Опыт структурного изображения свойств половых ядер. Юбилейный сборник, посвященный И. П. Бордину. Изд-во Русского ботанического общества. Ленинград, 1927.
31. Навашин С. Г. и Финн В. В., К истории развития халацогамных (*Yuglans nigra* и *Yuglans regia*). Записки Киевского общества естествоиспытателей, т. 22, вып. 3—4, 1912.

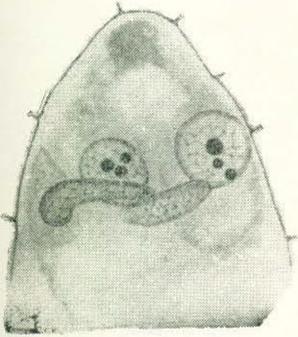
32. Поддубная-Арнольд В. А., Beobachtungen über die Keimung des pollens einiger Pflanzen auf Künstlichem Nährboden. *Planta*, 25, 4, 1936.
33. Руденко Х. Ю., Чоловічі клітини у родині Scrophulariaceae. Сперматогенез та запліднення у *Lattrea squamaria* L. Вісник Київського ботанічного саду, вип. 11, 1930.
34. Финн В. В., Сергей Гаврилович Навашин (Некролог). Известия Академии наук СССР, 7 серия, 7, 1931.
35. Финн В. В., Спірні питання розвитку чоловічого гаметофіту Angiospermae. Наукові записки Київ. Держ. у-ту, 1, 3, 1935.
36. Финн В. та Руденко Х., Сперматогенез та запліднення в деяких Orobanchaceae. Вісник Київського ботанічного саду. Вип. 11, 1930.
37. Чернояров М. В., Новые данные в эмбриологии *Myosurus minimus* L. Отд. оттиск из т. 24 Записок Киевского общества естествоиспытателей, 1915.
38. Amici M. Y. B., Observation microscopiques sur diverses espèces de plantes. Du pollen. *Annales des sciences naturelles*, 2, 1824.
39. Blackman V. H. and Welford E. F., Fertilization in *Lilium*. *Annals of Botany*, Vol. 27, 105, 1913.
40. Frisendahl Arvid, Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica*. *Desv. Kungl. Svenska vetenskapsakademiens Handlingar* B. 48, 7, 1912.
41. Fuchs Anna, Untersuchungen über den männlichen Gametophyten von *Elaeagnus angustifolia*. *Osterreichische botanische Zeitschrift*, B. 85, H. 1, 1936.
42. Guignard L., Nouvelles études sur la fécondation. *Annales des sciences naturelles*. Botanique, 7<sup>e</sup> série, т. 14, 1891.
43. Guignard L., Sur les anthérozoides et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*. Paris, 128, 1899.
44. Guignard L., Sur les anthérozoides et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. *Revue générale de Botanique*, 11, 1899.
45. Guignard L., Les découvertes récentes sur la fécondation chez les végétaux angiospermes. *Cinquanteaines de la soc. Bot. de Fr.* 1899.
46. Mottier David M., Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, B. 31, H. 1, 1898.
47. Sargent Ethel, The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*: II Spermogenesis. *Annals of Botan.* vol. 11, 42, 1897.
48. Sargent E., On the presence of the two vermiform nuclei in the fertilized embryo-sac of *Lilium martagon*. *Proceedings of the Royal Society of London*, 65, 1899.
49. Strasburger E., Über Befruchtung und Zellteilung. *Yenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 11, 1877.
50. Strasburger E., Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena, 1884.
51. Strasburger E., Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. *Botanische Zeitung*, Nr. 19/20. 58 Jahrgang, II Abteilung, 1900.
52. Wulff H. D., Beiträge Zur Kenntniss des Männlichen Gametophyten der Angiospermen *Planta*. *Archiv für wissenschaft. Botanik* B. 21, H. 1, 1933.



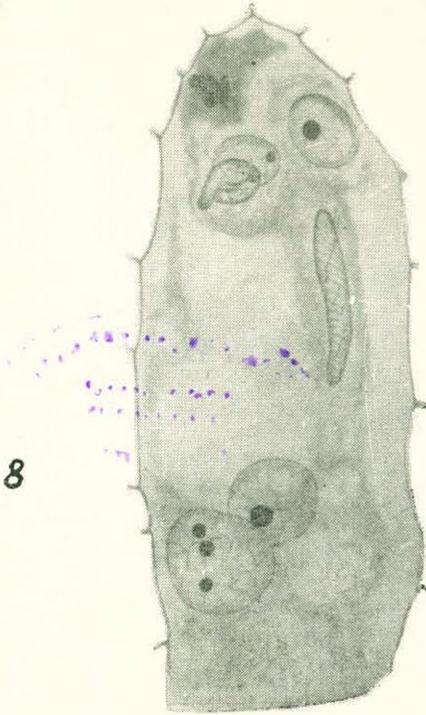
7



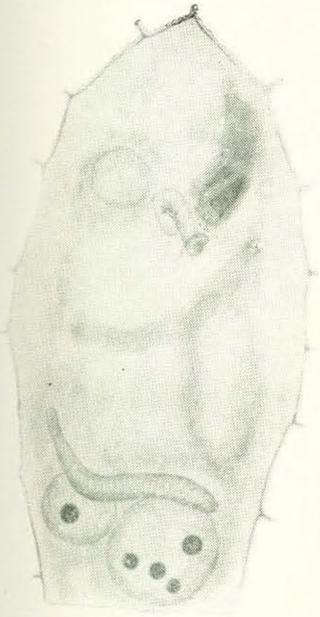
9



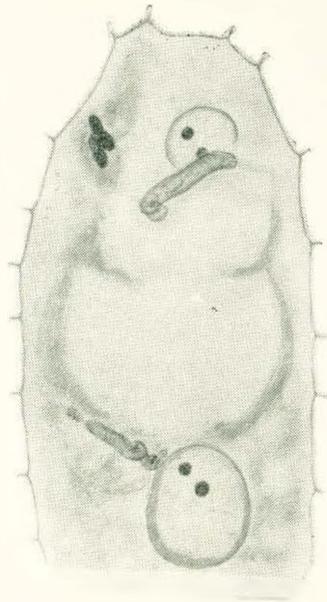
8



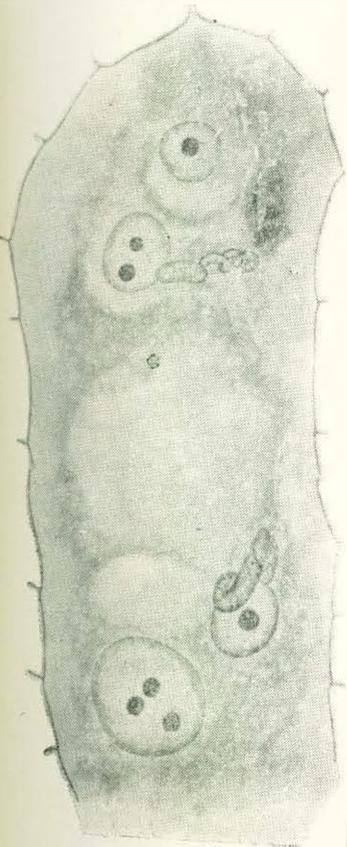
10



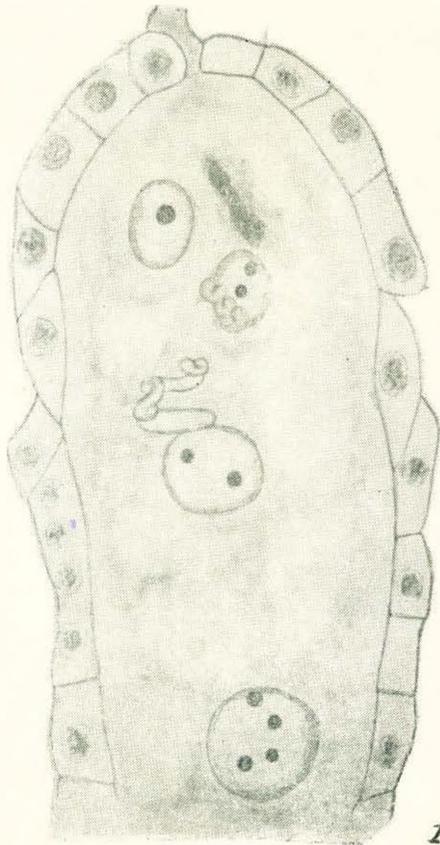
11



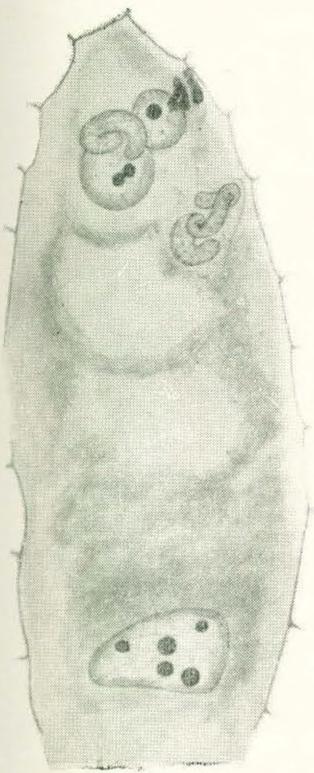
12



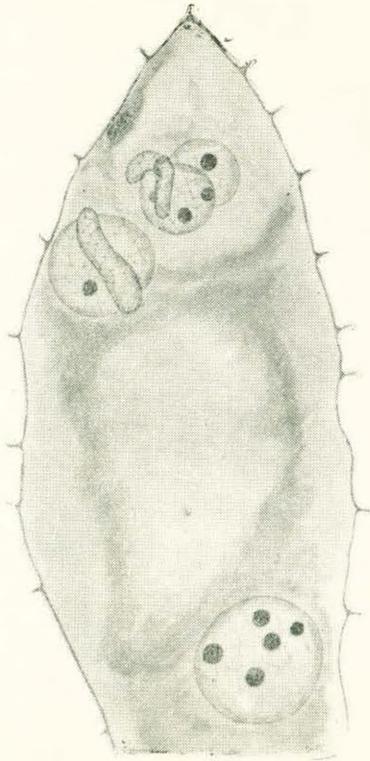
13



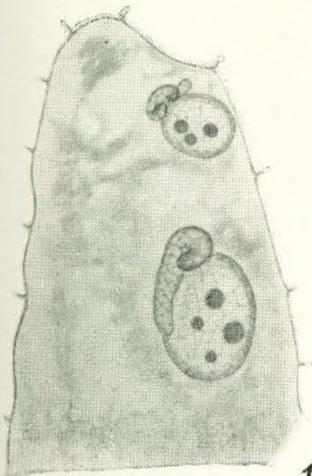
14



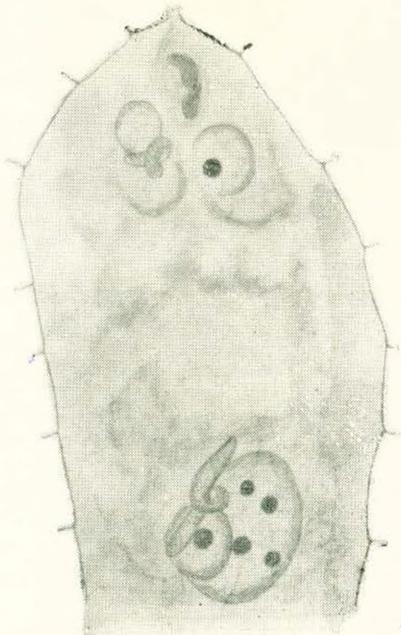
15



16



17



18

## Объяснение к рисункам

Все рисунки выполнены при помощи рисовального аппарата с оплодотворенных зародышевых мешков с увеличением об. апохромат 90 х комп. ок. 7. При репродукции рисунки уменьшены в два раза.

Таблица I

Рис. 1, 2, 4, 5, 8, 15 и 17 сделаны с зародышевых мешков *Lilium martagon* L.

Рис. 3, 6, 7, 9—14, 16 и 18—с зародышевых мешков *L. Willmottiae*.

В тех случаях, где окраска не указана, препарат окрашен по Фельгену.

Рис. 1. Видны два сложно изогнутых спермия, только что попавшие в зародышевый мешок. Задний конец нижнего спермия еще находится в излившейся плазме пыльцевой трубки. Наверху слева помутневшая синергида, справа яйцеклетка, несколько ниже ядро второй синергиды. Внизу рисунка копулирующие полярные ядра, меньшее—микропилярное и большее—халазальное. На препарате верхний спермий имеет более красный оттенок, нижний—более синий. Видна хроматиновая сеточка в поверхностном слое ядра спермиев.

Рис. 2. Верхняя часть зародышевого мешка. Видны верхнее полярное ядро и два сложно изогнутых спермия, недавно попавшие в зародышевый мешок. Яйцеклетка и неизменная синергида находятся на соседнем срезе, также в верхней части зародышевого мешка, яйцеклетка—на уровне нижнего спермия, синергида—правее и выше. Верхний спермий сложно закручен. Форму нижнего не удалось хорошо передать на рисунке. На препарате при вращении микрометрического винта видно, что один конец спермия согнут, второй опускается прямо от наблюдателя перпендикулярно к плоскости рисунка; оптический разрез этого конца проектируется при опускании тубуса микроскопа на разных уровнях в виде круга, что и показано на рисунке. На препарате верхний спермий имеет более синий оттенок, нижний—более красный.

Рис. 3. Средняя часть зародышевого мешка. Виден один спермий, сложно скрученный. Внизу сближенные полярные ядра.

Рис. 4. Виден один спермий, изогнутый в виде петли, яйцеклетка, неповрежденная синергида и верхнее полярное ядро. Хроматиновая сеточка спермия видна особенно отчетливо. Окраска железным гематоксилином.

Рис. 5. Группа из 4-х ядер и два спермия в форме петли. В центре крупное нижнее полярное ядро, слева—верхнее полярное ядро, справа—ядро яйцеклетки, наверху—ущеленная синергида. Темное пятно над группой ядер—остаток помутневшей синергиды. Хроматиновая сеточка спермиев и утолщения в местах пересечения нитей очень хорошо видны. Окраска железным гематоксилином. Реконструкция с 2-х смежных срезов.

Рис. 6. Верхняя часть зародышевого мешка. Вверху сильно сократившийся спермий лежит на ядре яйцеклетки. Вторым очень крупным спермием в форме петли находится над большой вакуолью, отделяющей микропилярную часть зародышевого мешка от халазальной. Направо ядро неповрежденной синергиды.

Таблица II

Рис. 7. Часть зародышевого мешка с двумя полярными ядрами, яйцеклеткой и двумя спермиями. Верхний спермий вытянут, большая часть его тела лежит свободно, передний его конец касается яйцеклетки. Вторым спермием имеет форму петли и находится в тяже цитоплазмы, в непосредственной близости от верхнего полярного ядра. Внизу, справа от большой вакуоли, нижнее полярное ядро.

Рис. 8. Верхняя часть зародышевого мешка с яйцевым аппаратом и двумя спермиями. Оба спермия вытянуты. Передний конец правого спермия касается яйцеклетки, расположенной справа, передний конец левого спермия лежит на верхнем полярном ядре, находящемся слева. Этот конец спермия расширен. Между яйцеклеткой и верхним полярным ядром видно ядро неповрежденной синергиды. Темное пятно вверху—помутневшая синергида. Правый спермий на препарате красно-фиолетового цвета, левый—сине-фиолетового. Рисунок представляет реконструкцию с двух соседних срезов.

Рис. 9. Часть зародышевого мешка. Вверху видна помутневшая синергида. Несколько ниже и правее расположена яйцеклетка, на ее ядре лежит сильно сокращенный спермий. Слева — неповрежденная синергида. Ниже этой группы клеток над большой вакуолью, отделяющей яйцевой аппарат от сближенных полярных ядер, лежит второй спермий. Он вытянут поперек зародышевого мешка. Правый конец его утолщен, левый, значительно более тонкий, согнут. Этот конец находится в тяже цитоплазмы зародышевого мешка, ограничивающим вакуолью слева.

Рис. 10. Часть зародышевого мешка. Слева под помутневшей синергидой видна яйцеклетка, на которой лежит несколько сократившийся изогнутый спермий. Справа, чуть выше — неповрежденная синергида. Несколько ниже справа — вытянутый длинный спермий в боковом тяже цитоплазмы зародышевого мешка, ограничивающий крупную вакуолью. Под вакуолью сближенные полярные ядра. Реконструкция с двух смежных срезов.

### Таблица III

Рис. 11. Часть зародышевого мешка. Справа видна помутневшая синергида, слева неповрежденная синергида, между ними изогнутый спермий, начинающий спирально закручиваться. Яйцеклетка на срез не попала. Внизу два сближенные, но не соприкасающиеся полярные ядра. Второй очень крупный вытянутый спермий лежит в непосредственной близости от обоих полярных ядер.

Рис. 12. Часть зародышевого мешка. Вверху слева помутневшая синергида, справа — яйцеклетка в контакте с передним концом спермия. Задний конец спермия начинает спирально закручиваться. Под большой вакуолью внизу крупное нижнее полярное ядро и в непосредственной близости от него, часть верхнего ядра. Передний конец нижнего спермия закручен спирально. Он соприкасается с полярными ядрами. Один виток спирали заднего конца спермия срезан.

Рис. 13. Часть зародышевого мешка. Вверху две синергиды, правая из них помутнела. Ниже яйцеклетка в контакте с передним концом спермия. Задний конец спермия спирально закручен. Внизу под вакуолью два полярных ядра. На верхнем полярном ядре сильно изогнутый спермий.

Рис. 14. Часть зародышевого мешка. В верхней части яйцевой аппарат, яйцеклетка и две синергиды, из которых одна, помутнела. На ядре яйцеклетки лежит спирально закрученный спермий. Несколько ниже верхнее полярное ядро, соприкасающееся с передним концом второго спермия. Спермий также спирально закручен. Нижнее, более крупное полярное ядро находится на значительном расстоянии от верхнего, в халазальной области зародышевого мешка. Реконструкция с двух соседних срезов.

### Таблица IV

Рис. 15. Часть зародышевого мешка. Вверху яйцевой аппарат и верхнее полярное ядро. Оба спермия в контакте с женскими ядрами. Спермий, копулирующий с яйцеклеткой, сокращен и несколько утолщен, на препарате он красновато-фиолетовой окраски. Спермий, находящийся в контакте с верхним полярным ядром, сильно скручен, его окраска синевато-фиолетовая. Внизу нижнее полярное ядро. Реконструкция с двух соседних срезов.

Рис. 16. В верхней части зародышевого мешка виден яйцевой аппарат и верхнее полярное ядро. Оба спермия на женских ядрах. Форма их значительно более простая: они укоротились и утолстились. Спермий, лежащий на ядре яйцеклетки, имеет красноватый оттенок, спермий, копулирующий с полярным ядром — более синеватый. В нижней части зародышевого мешка видно крупное нижнее полярное ядро.

Рис. 17. Верхняя часть зародышевого мешка. Оба спермия контактируют с женскими ядрами. Верхнее полярное ядро вблизи яйцевого аппарата. Окраска железным гематоксилином.

Рис. 18. Часть зародышевого мешка. Вверху яйцевой аппарат и спермий, копулирующий с яйцеклеткой. Внизу на значительном расстоянии под крупной вакуолью — тройное слияние. Оба спермия имеют более простую форму, но все же еще извиты.